©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kann, wurde von C. R. Boettger[9] für Landschnecken gemacht, die von Käfern (Carabiden) bedroht sind. Ähnliches kann auch für die marinen Gastropoden gefolgert werden. Angreifer sind in erster Linie Paguriden, die, oft in großer Zahl vorkommend, eine intensive Auslese unter den Gastropoden treffen und am ehesten solche Arten vernichten, die einem Angriff geringen Widerstand entgegensetzen können. Als Schutz gegen die Angriffstechnik der Paguriden bildet eine verstärkte Außenlippe bei marinen Gastropoden zweifellos eine wesentliche Rolle.

II. Spuren von Paguriden an tertiären Gastropodengehäusen

H. Zapfe

Im Laufe einer vieljährigen Sammeltätigkeit im Jungtertiär des Wiener Beckens sind mir eine Reihe von Gastropoden mit immer wiederkehrenden charakteristischen Beschädigungen aufgefallen. Auch verschiedene Wiener Sammler, vor allem Herr E. Weinfurter, haben derartiges Material aufgesammelt.

Zunächst waren es Pleurotomen und Ancillarien aus dem Torton von Enzesfeld und Gainfarn in Niederösterreich, an denen ich diese Beobachtungen machte. Sie wiesen alle einen vom äußeren Mundrand ausgehenden zackig ausgebrochenen Schlitz auf, der oft einen ganzen Umgang weit das Gehäuse geöffnet hatte, manchmal auch noch in ältere Windungen der Schnecke hinaufreichend. Diese Beschädigungen lassen sich in verschiedenen Stadien verfolgen, wie dies die Reihen der Pleurotomen und Ancillarien auf Abb. 3 zeigen. Ausgehend von einer unregelmäßig zackig ausgebrochenen Einbuchtung des äußeren Mundrandes bis zu extremen Endformen, bei denen das Gehäuse rundum wie mit einer Schere aufgeschnitten erscheint, sind alle Stufen vertreten. Diese Formen der Beschädigung konnten nur durch stückweises langsames Ausbrechen zustande kommen. Jede starke mechanische Einwirkung hätte das Gehäuse samt der Spindel eingedrückt.

---

[9] C. R. Boettger, Die Abwehr der Landschnecken gegen Käfer. Natur und Volk **64**, Frankfurt a. M. 1934.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Es handelt sich also offenbar um eine Lebensspur, und die weit über hundert Belegstücke, die durch weitere Aufsammlung und Nachsuche in den Sammlungen zusammenkamen, ließen darüber keinen Zweifel mehr zu. Der Verdacht fiel sogleich auf Krustazeen, um so mehr, als besonders aus dem Torton von Enzesfeld deren Spuren schon längere Zeit bekannt sind. Ehrenberg (1931) beschreibt von dort Gastropodengehäuse mit dichten Hydractinienbewüchsen (Cyclactinia), die über den Mundrand hinaus trompetenförmig weit vorbauen (Abb. 2, links), um dem das Gehäuse bewohnenden Einsiedlerkrebs Raum für sein Wachstum zu bieten und ihn zum Verbleiben in dem Gehäuse zu veranlassen. Für die Hydractinien-Kolonie ergibt sich daraus der Vorteil der ständigen Fortbewegung durch den Krebs, eine Art des Zusammenlebens, deren interessantestes Beispiel als Kerunia-Symbiose bekannt ist (Abel 1935) und bei der Bryozoe *Hippoporidra edax* Busk. einen Parallelfall besitzt. Ehrenberg (1931) wies Paguriden durch typische Schleifspuren an ihren Wohngehäusen im Wiener Jungtertiär nach und erwähnt erstmalig Mundrandbeschädigungen an Gehäusen, die von Paguriden bewohnt waren. Sein Material gestattete aber diesbezüglich keine weiteren Schlüsse.

Durch die Beobachtungen meines Freundes A. Papp im Aquarium von Neapel wurde die Entstehung der oben beschriebenen Gehäusebeschädigungen endgültig geklärt. Durch seine Untersuchungen ist nunmehr einwandfrei erwiesen, daß Paguriden Gastropodengehäuse vom äußeren Mundrande her stückweise aufbrechen, um dem sich in das Gehäuse zurückziehenden Weichtier zu folgen, es endlich nach Zerstörung des Haftmuskels herauszuziehen und zu verzehren. Oft werden dann die leeren Gehäuse wieder von Paguriden besiedelt. Wird der Krebs in seiner Tätigkeit gestört oder läßt er von seinem Opfer ab, so kann die Schnecke den Schalendefekt regenerieren. Es bleibt aber eine Stufe in der Außenskulptur der Schale zurück, die wir an vielen miozänen Gehäusen feststellen und nunnmehr auch deuten können (Abb. 4). Oft sind zwei bis drei derartige Defekte an einem Gehäuse erkennbar, und viele der bei Gastropoden auftretenden Gehäuseverkrüm-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

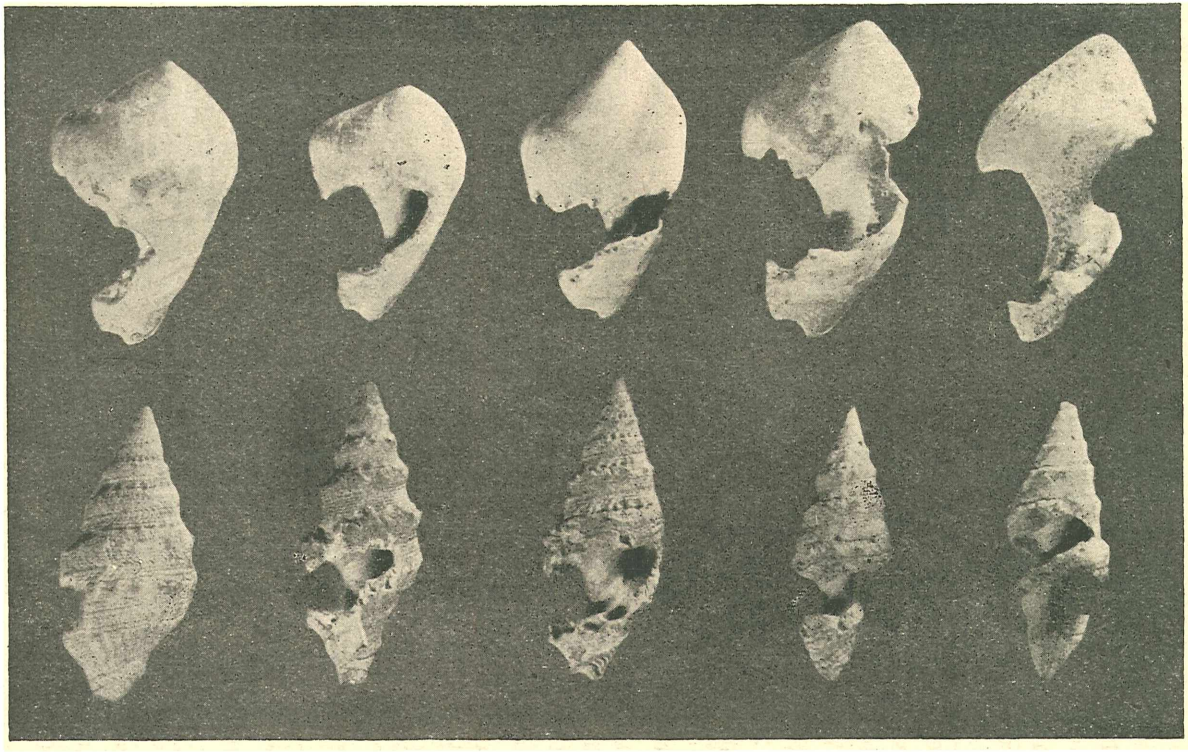

Abb. 3. Verschiedene Stadien der Gehäusebeschädigung durch Paguriden.
Obere Reihe: *Ancilla* (*Baryspira*) *glandiformis* Lam., Miozän (Torton), Mergel von Gainfarn, N.-Ö.
Untere Reihe: *Clavatula granulato-cincta* Münst., Miozän (Torton), Tegelsand, Vöslau, N.-Ö.
(Originale im Besitz des Verfassers. Nat. Gr.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mungen, verheilten „Frakturen“ usw. gehen auf die Tätigkeit der Paguriden zurück[1].

Über die räumliche und zeitliche Verbreitung dieser Lebensspuren ergibt sich folgendes Bild, das sich durch weitere Funde voraussichtlich noch erweitern wird. Im Torton des Wiener Beckens lieferten die Sande, bzw. Mergel von Enzesfeld, Gainfarn und Steinabrunn sowie die Tegelsande von Vöslau ein reiches Material. In der Fazies der Badener Tegel scheinen diese Lebensspuren dagegen vollkommen zu fehlen oder doch sehr selten zu sein, was mit der bathymetrischen Verbreitung des betreffenden Paguriden zusammenhängen muß. Im Einklang damit stehen Beobachtungen von Ehrenberg (1931). Aus tortonen Tegelsanden sammelte ich ferner einige Belegstücke in Kanina bei Valona, Albanien (vgl. Martelli und Nelli 1911). Eine Nachsuche in den Sammlungen förderte einige wenige Stücke aus den Grunder-Schichten (Helvet) des Wiener Beckens zutage. Es scheint aber, daß in den meisten Sammlungen derartige Lebensspuren als „beschädigte Stücke“ ausgeschieden wurden, so daß die geringe Anzahl keineswegs tatsächlich Seltenheit bedeuten muß. Ausgezeichnete Beispiele an *Clavilithes* (*Clavilithes*) *parisiensis* Mayer Eymar (Abb. 5) aus dem mitteleozänen Grobkalk von Beauvais fanden sich in der Sammlung des Paläontolog. und Paläobiolog. Institutes der Universität in Wien. — Aus dem Untereozän (Sparnacien) von Biron bildet Douvillé (1929) zwei Exemplare von *Voluta Wateleti* Desh. ab, deren Beschädigungen den hier beschriebenen sehr ähnlich zu sein scheinen. — Die zeitliche Verbreitung dieser Paguridenspuren reicht somit vom Eozän (Lutetien) bis in die Gegenwart. Es ist damit gleichzeitig ein wichtiger Hinweis gegeben auf das konservative Festhalten der Lebensgewohnheiten bei den Paguriden seit dem Eozän. Als Urheber der hier beschriebenen Lebensspuren kommt mit großer Wahrscheinlichkeit die Gattung Pagurus selbst oder der nahverwandte Petrochirus in Betracht. Petrochirus ist seit dem Oligozän bekannt und im Wiener Becken in der Sand- und Leithakalkfazies des Torton mehrfach nachgewiesen (Glaessner 1928).

[1] Papps Beobachtungen in Neapel beziehen sich auf *Pagurus striatus* Latr.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

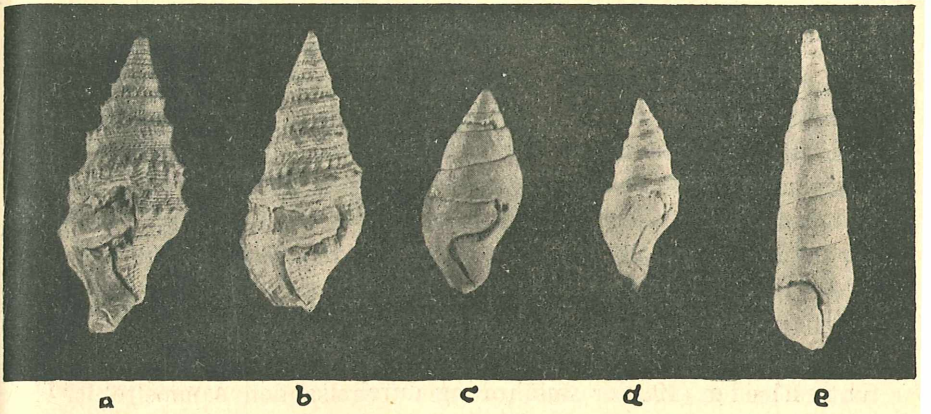

Abb. 4. Ausgeheilte Beschädigungen durch Paguriden.

a—b) *Clavatula granulato-cincta* Münst., Miozän (Torton), Tegelsand, Vöslau, N.-Ö.; c) *Euthria intermedia* Micht., Miozän (Torton), Mergel von Gainfarn, N.-Ö.; d) *Clavatula Jouanneti* Desm., wie c); e) *Terebra* (*Subula*) *fuscata* Brocc., wie c).
(Originale im Besitz des Verfassers. Nat. Gr.)

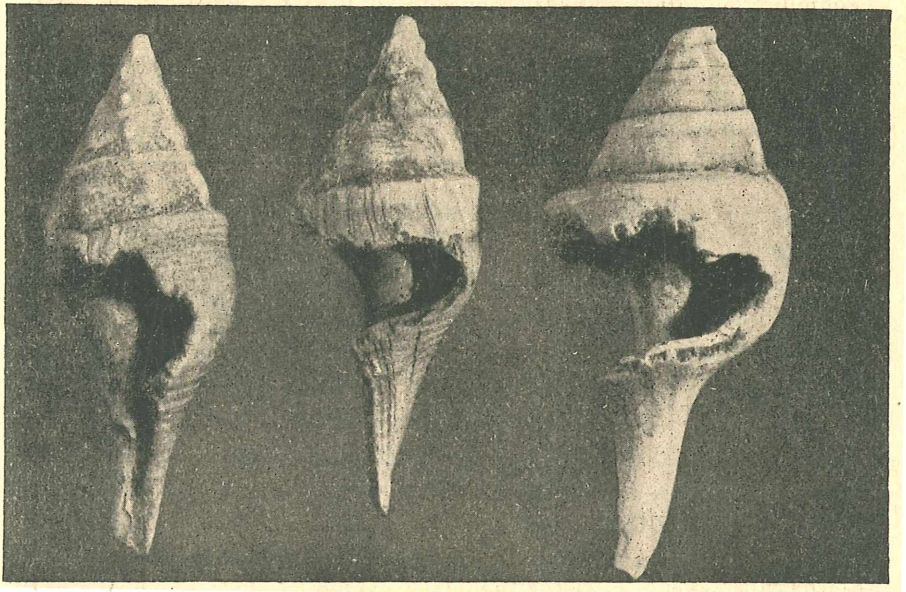

Abb. 5. Gehäusebeschädigung durch Paguriden bei *Clavilithes* (*Clavilithes*) *parisiensis* Mayer-Eymar, Eozän (Lutétien), Grobkalk, Beauvais.
(Originale im Paläontologisch-paläobiologischen Institut der Universität Wien. Nat. Gr.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Deutung dieser Spuren liefert auch einen Gesichtspunkt für die biologische Erklärung gewisser Schalenskulpturen, Stachelbildung, Mundrandverdickungen (Außenlippe), Varizes usw. bei Gastropoden als Schutz gegen den Angriff von Paguriden. Dies gilt vor allem dann, wenn die Fazies keine derartigen Gehäuseverstärkungen erfordert (z. B. Mergel, Feinsand). Vielleicht darf man auch einen Zusammenhang vermuten zwischen dem häufigen Erscheinen derartiger Gehäuseformen — z. B. verdickter, gezähnter Außenlippen — am aufblühenden Gastropodenstamm seit dem ausgehenden Mesozoikum und dem Auftreten der Paguriden.

Es lassen sich daher unter den Gastropoden Gehäusetypen unterscheiden, die der Gefährdung durch Paguriden weniger und solche, die ihr besonders ausgesetzt waren. Papp hat aus einer Tagesaufsammlung im Torton von Enzesfeld das zahlenmäßige Auftreten von Paguridenspuren bei einigen der wichtigsten Gastropodenfamilien festgestellt, woraus die „Anfälligkeit" der verschiedenen Gehäusetypen ersichtlich ist (vgl. Tabelle). Rund 25%

Verteilung der Gehäusebeschädigungen durch Paguriden unter den Gastropoden einer Aufsammlung aus dem Torton von Gainfarn und Enzesfeld, N.-Ö.

	Gehäusebeschädigungen, die in der Mehrzahl zum Tode des Tieres geführt haben		Nach Befall durch Paguriden erfolgte Verheilungen		Unbeschädigte Gehäuse	
	Enzesfeld	Gainfarn	Enzesfeld	Gainfarn	Enzesfeld	Gainfarn
Ancillariidae	42%	30%	—	—	58%	70%
Naticidae	14%	—	43%	23%	43%	77%
Turritellidae	—	—	4%	10%	96%	90%
Pleurotomidae et Fusidae	16%	14%	17%	16%	67%	70%
Cancellariidae	2%	—	5%	—	93%	—
Buccinidae	—	—	4%	11%	96%	89%
Muricidae	—	—	—	—	100%	100%

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

der gesamten aufgesammelten Gastropodengehäuse zeigen Beschädigungen durch Paguriden. Ergänzt werden diese Werte durch meine Aufsammlung in Gainfarn, welche die geringere Häufigkeit der Paguriden an dieser Lokalität erkennen läßt. Nur 19% der Gastropoden zeigen die typischen Defekte. — Die Ergebnisse dieser Auszählungen zeigen die besondere Häufigkeit der Schalenbeschädigungen bei Ancillarien und Pleurotomen, Formen mit relativ weiter Gehäuseöffnung und dünner Außenlippe ohne Verstärkungen durch Wülste, Zähne usw. Hingegen zeigen Gastropoden mit Operculum sowie dickschalige Formen mit enger Mündung nur selten Beschädigungen, die zum Tod des Tieres geführt haben. Hochgetürmte Schnecken wie Turritella scheinen durch Zurückziehen des Weichkörpers in die oberen Gehäusewindungen dem Angriff des Paguriden meist erfolgreich entgangen zu sein. Die Gehäusedefekte haben hier — wie besonders aus verheilten Beschädigungen erkennbar — eine von der eingangs beschriebenen etwas abweichende Form: der ganze untere Teil der Mündung ist weggebrochen, während an der Naht gegen den vorhergehenden Umgang ein zackiger Kragen stehengeblieben ist (Abb. 4, e).

Zusammenfassung

Es werden bei Gastropoden charakteristische Gehäusebeschädigungen beschrieben, die mit Sicherheit von Paguriden herrühren. Diese Lebensspuren werden in großer regionaler Verbreitung im europäischen Tertiär nachgewiesen. Die stratigraphische Verbreitung reicht — soweit aus dem bisher vorliegenden Material ersichtlich — vom Mitteleozän bis in die Gegenwart in Ablagerungen geringer Wassertiefe. Verschiedene Gehäuseformen, Skulpturelemente usw. tertiärer Gastropoden können wahrscheinlich als Schutzeinrichtung gegen Beschädigung durch Paguriden gedeutet werden. Die Lebensspuren beweisen ein relativ häufiges Vorkommen von Paguriden an Lokalitäten, die bisher noch keine oder nur sehr seltene Reste dieser Krebse geliefert haben. Die Paguriden erscheinen als beträchtlicher biologischer Zerstörungsfaktor an Gastropodengehäusen vor der Fossilisation.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

Ehrenberg, K., Über Lebensspuren von Einsiedlerkrebsen. Palaeobiologica **4**, Wien 1931.

Abel, O., Vorzeitliche Lebensspuren. Jena 1935. (S. 528ff. hier auch Angabe der älteren Literatur.)

Martelli, A., und B. Nelli, Il Miocene medio e superiore di Valone in Albania. Boll. della Società Geologica Italiana **29**, Roma 1911.

Douvillé, H., et G. O. Gorman, L'Éocène du Béarn. Bull. Soc. géol. de France **29**, Paris 1929 (Taf. XXIX, fig. 12).

Glaessner, M., Die Dekapodenfauna des österr. Jungtertiärs. Jahrbuch der Geol. Bundesanstalt **78**, Wien 1928.

III. Die Dekapodenfauna und ihre Beziehung zu Beschädigungen von Gastropodengehäusen aus den tertiären Sanden von Enzesfeld, Niederösterreich

F. Bachmayer (Wien)

Dekapoden wurden bei paläobiologischen Arbeiten stets wenig beachtet. Man rechnete allgemein Krebsreste zu den Seltenheiten. Dies trifft besonders bei Exemplaren mit Cephalothoraxerhaltung zu, während Scherenreste an manchen Fundstellen häufiger anzutreffen sind. Diese Art des Vorkommens ist durch die Erhaltung bedingt. Dr. H. Zapfe konnte in seiner Arbeit vielfältige Lebensspuren von Crustaceen an Gastropodengehäusen nachweisen, woraus zu erkennen ist, daß die Dekapoden im Tertiär ebenso häufig die Meere bevölkerten wie in der Gegenwart. Die Crustaceen sind ein biologischer Faktor, mit dem bei der Behandlung einer Fauna unbedingt gerechnet werden muß.

Dem Sammler K. Oroszy, Wien, dem ich an dieser Stelle für die Zurverfügungstellung des Untersuchungsmaterials besonders danken möchte, gelang es, aus den tertiären Sanden von Enzesfeld durch langjährige intensive Sieb- und Schlämmarbeiten ein umfangreiches Dekapodenmaterial aufzusammeln, dessen genaue systematische Bearbeitung wegen der Reichhaltigkeit an neuen Formen später erfolgen wird.

In weiterer Folge soll nun die Dekapodenfauna untersucht werden, inwieweit die einzelnen Formen aus diesem Lebensraum